

447  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР  
Ученый Совет

---

Ю. Г. АЛЕЕВ

448 (ФИС)

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ  
ВНЕШНЕГО СТРОЕНИЯ РЫБЫ**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

2

Ленинград  
1962



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

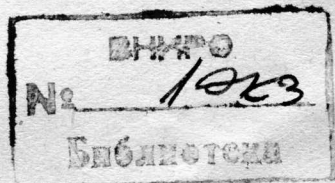
Ученый Совет

---

Ю. Г. АЛЕЕВ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ  
ВНЕШНЕГО СТРОЕНИЯ РЫБЫ

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук



Ленинград  
1962

Работа выполнена на Севастопольской биологической станции им. А. О. Ковалевского АН УССР.

Защита диссертации состоится в конце янв. 1963  
на заседании Ученого Совета Зоологического института АН СССР (Ленинград, В-164, Университетская набережная, д. № 1).

Автореферат разослан 20 мая 1962 г.



Выяснение функциональных основ внешнего строения рыб имеет важное значение для правильного понимания вопросов их индивидуального развития, филогении и систематики, а также представляет значительный интерес для разработки общих проблем адаптации и эволюции животных. До последнего времени функциональное значение большинства особенностей внешнего строения рыб остается недостаточно изученным, а зачастую — совершенно неясным, что, естественно, затрудняет и формирование общего взгляда на закономерности внешнего строения этой группы животных.

В наибольшей степени внешнее строение рыбы обусловлено, как правило, развитием приспособлений, связанных с движением, отчасти — с маскировкой и захватом пищи, в еще меньшей степени — с обеспечением функций рецепторов органов чувств. Все остальные приспособления большей частью оказывают на внешнее строение лишь совершенно несущественное влияние или вообще не влияют на него. В соответствии с этим, в диссертации основное внимание уделяется именно анализу приспособлений, связанных с движением (главы III, IV и V). Специальная глава (II) посвящается рассмотрению приспособлений, связанных с маскировкой, влияние которых на внешнюю организацию рыбы до последнего времени недооценивалось. Приспособления, связанные с захватом пищи (глава VI) и обеспечением функций рецепторов органов чувств (глава I), рассматриваются более кратко, так как, во-первых, функциональное значение их как правило более очевидно, чем приспособлений, связанных с движением и маскировкой, и, во-вторых, во внешней организации рыбы эти приспособления играют более второстепенную роль.

Несомненно, что предлагаемая работа не охватывает всех вопросов, связанных с внешним строением рыбы. Громадное разнообразие рыб делает невозможным сколько-нибудь детальное рассмотрение в одной работе всех отдельных частно-

стей их строения. Автор ставил перед собой значительно более скромную задачу, пытаясь осветить функциональное значение лишь наиболее общих и принципиально важных особенностей внешней организации рыб. Иногда это требовало анализа и сопряженных элементов внутреннего строения, что совершенно естественно, поскольку в организации рыбы внешнее и внутреннее на всех этапах индивидуального и исторического развития функционально и морфологически представляет собою диалектическое единство.

Методически работа включает в себя аквариальные и полевые наблюдения за живыми рыбами, сопровождавшиеся в ряде случаев фото- и кинодокументацией; эксперименты с живыми рыбами, имеющие своей целью изучение приспособлений, связанных с движением; биометрические исследования, связанные с изучением внешнего строения рыб и его динамики в онтогенезе и филогенезе; определения удельного веса рыб и отдельных органов с целью изучения гидростатики рыб; моделирование приспособлений гидродинамического и оптического действия. Сравнительное изучение внешнего строения рыб и его изменений в онтогенезе и филогенезе потребовало создания ряда оригинальных экспериментальных методик и цифровых показателей, позволяющих оценивать степень развития отдельных приспособлений; таковы, в частности, методики исследования поворотливости рыб, их латеральной сгибаемости и др.

Объектами исследования служили рыбы в количестве нескольких сотен видов, весьма разнообразные экологически и морфологически, что обеспечило возможность широкого сравнительного изучения различных групп приспособлений в аспектах онтогенеза и филогенеза.

Диссертация состоит из введения, шести глав и заключения; она имеет 549 страниц машинописного текста, включая список литературы из 357 названий (в т. ч. 151 русское и 206 иностранных) и 196 рисунков, большинство из которых оригинальные.

\* \* \*

В главе I рассматриваются приспособления, связанные с обеспечением функций рецепторов органов чувств. Из числа рецепторов различных систем органов чувств на внешнее строение рыбы наибольшее влияние оказывает, чаще всего, развитие рецепторов двух систем: зрения и обоняния. В некоторых случаях на внешнем строении рыбы существенно ска-

зывается также развитие приспособлений, связанных с тактильными и вкусовыми ощущениями.

Анализируются величина и расположение глаз у рыб. Показывается, в частности, что как в онтогенезе, так и в филогенезе, имеют место одни и те же зависимости, связывающие величину глаз с высотой тела и размерами рыбы, которые могут быть сформулированы в виде следующего правила: если относительная высота тела не настолько мала, чтобы существенно лимитировать величину глаза, последняя как в онтогенезе, так и в филогенезе относительно уменьшается с увеличением размеров рыбы. Рассматриваются также особенности внешнего строения рыбы, связанные с деятельностью обонятельных, тактильных и вкусовых рецепторов.

\* \* \*

В главе II рассматриваются приспособления, связанные с маскировкой и защитой, оказывающие заметное влияние на внешнее строение рыбы.

Детально анализируется форма поперечного сечения тела рыбы и ее изменения, имеющие криптическое значение. Показывается роль брюшного киля как приспособления, способствующего ликвидации демаскирующей тени на брюхе рыбы. Криптическая функция киля состоит в замещении телом рыбы пространства, которое при отсутствии киля было бы занято областью демаскирующей тени. Создаваемый брюшным килем криптический эффект был моделирован. У придонных рыб форма поперечного сечения тела приближается к равнобедренной трапеции, обращенной большим основанием вниз; при такой форме поперечного сечения тела в условиях освещения сверху появление тени на боках практически исключается. Дается обзор прочих особенностей формы тела, связанных с маскировкой.

Рассматривается защитная роль жестких элементов кожных покровов (панцыри, щитки, чешуя) и специальных колючих придатков (лучей плавников, шипов и т. п.).

\* \* \*

В главе III рассматриваются приспособления, связанные с нейтрализацией действия силы тяжести.

Плавуемость рыб находилась как разность удельных весов рыбы и воды, в которой рыба поймана. Сравнивается плавуемость, найденная для 65 видов рыб, разнообразных в морфологическом и экологическом отношениях. Показана возраст-

ная и сезонная динамика плавучести у ряда видов. Отмечается, что плавучесть всех исследованных рыб, как пелагических, так и придонных, в онтогенезе и филогенезе стремится к нейтральному уровню, однако, у морских прибрежных придонных видов эта тенденция не всегда хорошо выражена и плавучесть большей частью остается резко отрицательной, что является приспособлением, способствующим устойчивому положению рыбы, сидящей на грунте, в зоне действия прибоя и приливотливных течений.

Среди приспособлений гидростатического действия, направленных на нейтрализацию действия силы тяжести, рассматриваются плавательный пузырь и жиронакопление; отмечается гидростатическая функция печени у пелагических акул.

Приспособления гидродинамического действия, связанные с нейтрализацией действия силы тяжести, представлены приспособлениями пассивного и активного типов. Пассивные приспособления гидродинамического действия связаны с созданием структур, выполняющих функции несущих плоскостей, активные приспособления — с ундулирующими или иными движениями плавников, в результате которых создаются подерживающие силы.

Среди пассивных приспособлений гидродинамического действия были рассмотрены особенности строения плавников и корпуса, связанные с выполнением функций несущих плоскостей. Теоретически показан и моделирован в эксперименте факт создания подъемной силы корпусом акул и осетровых при движении этих рыб в направлении, параллельном главной оси тела. Дорзо-вентральная асимметрия корпуса указанных рыб служит именно целям превращения корпуса в несущую плоскость, которая создает подъемную силу при движении рыбы в направлении ее главной оси. Эта асимметрия корпуса акул и осетровых не только обуславливает создание корпусом подъемной силы, но и приводит к возникновению нежелательного момента, вращающего рыбу головой вниз. Действие этого корпусного момента нейтрализуется вертикальными силами, создаваемыми ростром и грудными плавниками. Получены цифровые показатели, характеризующие корпус как несущую плоскость, а также показатели, характеризующие степень развития структур росто-пекторального комплекса. Показана взаимосвязь между степенью развития пассивных приспособлений гидродинамического действия и плавучестью рыб в онтогенезе и филогенезе.



Активные приспособления гидродинамического действия, направленные на нейтрализацию действия силы тяжести, сводятся, в основном, к приобретению грудными и хвостовым плавниками веерообразной формы, наиболее целесообразной при выполнении ими индулирующих поддерживающих движений.

В процессе исторического развития рыб приспособления гидродинамического действия последовательно сменяются приспособлениями гидростатического действия, наиболее выгодными с точки зрения энергетики организма. Статика всех рыб, как пелагических, так и придонных, в филогенезе приближается к состоянию нейтральной плавучести. У пелагических рыб плавучесть большей частью близка к нейтральной. У придонных рыб достижению такого положения обычно мешают приводящие причины, заставляющие, например, прибрежных придонных рыб иметь резко отрицательную плавучесть. Однако в онтогенезе этих «тяжелых» придонных форм мы видим ту же тенденцию изменения плавучести в сторону нейтрального уровня.

По мере расселения в пелагиаль у предков Teleostomi возникали специальные гидростатические органы, прежде всего плавательный пузырь, и утрачивались массивные окостенения кожного покрова: способом защиты вместо панцыря сделались гибкость и легкость конструкции тела, обеспечивающие быстроту движений и избавляющие от непродуктивных, с точки зрения энергетики организма, движений поддерживающего типа. Однако, дальнейшее развитие в этом направлении — дальнейшее увеличение подвижности рыб и, в частности, растущие масштабы и скорости вертикальных перемещений, — обусловили возникновение тенденции к уничтожению плавательного пузыря. При быстрых вертикальных перемещениях, наполненный легко сжимаемым газом плавательный пузырь в силу резкого изменения внешнего давления значительно изменял свой объем, делая статическое равновесие рыбы неустойчивым. Это и привело к уничтожению плавательного пузыря у наиболее подвижных форм Teleostomi. Плавучесть вновь сделалась отрицательной, но теперь она сочеталась с чрезвычайной подвижностью рыбы, для которой отрицательная плавучесть явилась лишь результатом освобождения от сковывающих вертикальные перемещения газовых гидростатических устройств, результатом хотя и нежелательным, но при больших скоростях движения легко преодолимым с помощью приспособлений гидродинамического дей-



ствия. В ходе последующего исторического развития вторично была достигнута нейтральная плавучесть, но уже путем уменьшения удельного веса рыбы за счет накопления вещества практически несжимаемого, каковым является жир, или за счет иных биохимических изменений, не связанных с накоплением в теле газов. Это обеспечило пелагической рыбе сохранение нейтральной плавучести при любых, самых быстрых и значительных по величине вертикальных перемещениях. У многих придонных прибрежных Teleostomi вторичная отрицательная плавучесть пришла на смену первичной нейтральной плавучести как приспособление, помогающее рыбе, сидящей на грунте, противостоять горизонтальным движениям воды. В этом случае увеличение удельного веса также связано с утратой плавательного пузыря (функционально или морфологически).

Таков, надо полагать, общий ход эволюции плавучести и приспособлений, связанных с нейтрализацией действия силы тяжести, у Teleostomi. Все этапы этой эволюции можно видеть в онтогенезе различных современных представителей указанной группы.

По иному пути шло, видимо, развитие приспособлений, связанных с нейтрализацией действия силы тяжести у Selachii. У представителей этой группы, как у ныне живущих, так и у ископаемых, плавательный пузырь, как известно, отсутствует. В процессе приспособления к пелагическому образу жизни уменьшение удельного веса происходило у них за счет накопления в теле жира, причем, по крайней мере у некоторых форм, преимущественно в печени, которая в связи с этим сильно увеличилась и приобрела специальные гидростатические функции. В настоящее время мы наблюдаем у Selachii или первичную отрицательную плавучесть — у скатов, у молодки всех акул и у некоторых акул во взрослом состоянии (*Scyliorhinus* и др.), или первичную нейтральную плавучесть, созданную за счет накопления жира — у взрослых особей некоторых (*Squalus*, *Oxypnotus*), а быть может — большинства акул.

\* \* \*

В главе IV рассматриваются приспособления, связанные с обеспечением поступательного движения и прикреплением к субстрату.

Дается анализ распределения локомоторной функции по продольной оси тела рыбы, в связи с чем с помощью специальных цифровых показателей оценивается относительная величина продольной вертикальной проекции и латеральная сгибаемость отдельных участков тела рыбы.

Детально рассматриваются особенности движителей угревидного и скомброидного типов и причины, обуславливающие их формирование в онтогенезе и филогенезе. Показывается, что развитие движителя в онтогенезе в громадном большинстве случаев представляет собою изменение в направлении от угревидного типа к скомброидному, что можно рассматривать как приспособление к движению со все возрастающими скоростями, возрастание которых обуславливается увеличением размеров рыбы в онтогенезе. Широко известное для рыб изменение соотношения скоростей процессов роста и дифференцировки, происходящее при изменении температурных условий развития, отражает собою тенденцию к сохранению механического подобия процессов движения рыбы на аналогичных стадиях развития.

Специальный раздел главы посвящен рассмотрению особенностей строения хвостового плавника как важнейшего элемента локомоторного аппарата рыбы. Анализируются различные типы движений хвостового плавника и особенности его строения, обусловленные приспособлением к определенным режимам движения.

Детально рассматриваются причины, обуславливающие деление хвостового плавника на две лопасти, а также причины, обуславливающие возникновение симметричных и асимметричных форм этого плавника. Отмечается, что двулопастная форма хвостового плавника является наиболее выгодным вариантом расположения пластинки плавника относительно зоны вихрей, возникающей у заднего конца движущейся рыбы, и относительно слоя трения. Вертикальная вытянутость хвостового плавника представляет собою приспособление, функциональный смысл которого состоит в вынесении лопастей этого плавника за пределы зоны вихрей и слоя трения. Это обстоятельство, судя по всему, представляет собою главную причину образования двулопастной формы хвостового плавника у рыб.

Среди рыб с однолопастным, закругленным хвостовым плавником нет быстро двигающихся пелагических форм. В то же время, все быстрые пловцы (*Scombroidei*, *Carangidae* и др.) имеют двулопастной хвостовой плавник, причем морфо-

логическая автономия верхней и нижней лопастей в этом случае достигает максимума. Эффективность работы поперечно-удлиненного хвостового плавника как движителя увеличивается, сравнительно с плавником менее выемчатым, у которого верхняя и нижняя лопасти более широкие и короткие, не только благодаря более полному выносу плавника поперечно-удлиненной формы из зоны вихрей и слоя трения, но также и вследствие улучшения его гидродинамических качеств как несущей плоскости. С помощью специального цифрового показателя оцениваются гидродинамические качества хвостового плавника 85 видов рыб; рассматривается зависимость между скоростью движения, высотой тела и строением хвостового плавника.

Анализируются причины, обуславливающие асимметричное строение хвостового плавника у рыб. Показывается, что асимметрия хвостового плавника есть, во-первых, результат определенного расположения центра пластинки хвостового плавника относительно горизонтали центра тяжести и, во-вторых, — результат симметричного расположения верхней и нижней лопастей его относительно верхней и нижней границ зоны вихрей и слоя трения. Степень асимметрии хвостового плавника и степень вертикальной асимметрии корпуса связаны, как правило, прямой зависимостью, что можно видеть при сравнении различных видов и в онтогенезе любого вида.

Анализируются способы плавания за счет ундулирующих и не ундулирующих движений плавников и те особенности в строении плавников, которые обуславливаются приспособлением к движению указанных типов.

Рассматриваются особенности внешнего строения рыб, возникающие в связи с приспособлением к полету — планирующему и активному.

Из других способов движения анализируются ползание и движение с помощью прикрепления к плавающим предметам, а также лощманирование.

Дается анализ приспособлений, направленных на уменьшение возникающего во время движения рыбы сопротивления со стороны окружающей среды. Показано, что как в онтогенезе, так и филогенезе по мере увеличения вероятности отрыва обтекающего потока — при увеличении скоростей движения, а также при увеличении наибольшей высоты тела происходят совершенно определенные изменения в строении корпуса рыбы: место наибольшей высоты тела отодвигается назад, в результате чего место вероятного отрыва также ото-

двигается назад, уменьшается вихревая система, возникающая при движении всякой рыбы у ее заднего конца, и снижается сопротивление. При этом одновременно наблюдается развитие обтекателей на передней части тела, что также имеет важное значение в смысле предотвращения отрыва обтекающего потока.

Показано, что при поперечных движениях корпуса рыбы, связанных с выполнением плавательных движений, т. е. при обтекании поперечных сечений тела, сопротивление снижается как за счет приспособлений, основанных на сохранении ламинарности обтекающего потока, так и на его турбулизации. У быстрых рыб поперечные сечения задней части тела приобретают хорошо обтекающую форму и появляются специальные турбулизаторные плавнички, турбулизирующие обтекающий поперечный поток в месте наибольшей толщины поперечного сечения.

Отмечено наличие у рыб структур, выполняющих функцию дефлекторов, уменьшающих индуктивное сопротивление. К числу таких структур относятся специальные кили на хвостовом плавнике наиболее быстрых рыб (*Scombridae*), а также продольные гребневидные выступы на чешуе (*Dactylopteriidae*).

В ходе исторического развития экологическая дивергенция рыбообразных привела к совершенствованию движителя в двух основных направлениях: в направлении увеличения коэффициента полезного действия (КПД) движителя и в направлении увеличения обеспечиваемых движителем скоростей движения. Морфологически эти направления в значительной мере альтернативны.

В случае приспособления к небыстрому, но длительному движению или в случае резкого увеличения сопротивления — например, в случае приспособления к ползанию по суше — развитие движителя шло в первую очередь по пути увеличения его КПД. При этом совершенствовался, как правило, движитель угревидного типа, что выражалось прежде всего в сохранении более или менее равномерного распределения локомоторной функции корпуса вдоль его продольной оси и отчасти в сохранении сравнительно слабой дифференциации первичной плавниковой каймы.

В случае приспособления к движению с большими скоростями движитель развивался преимущественно в том направлении, которое обеспечивало максимальное снижение сопротивления и позволяло развивать наиболее высокие скорости



движения. При этом совершенствовался движитель скомброидного типа, что выражалось прежде всего в усилении локализации локомоторной функции корпуса в его заднем отделе и возрастании роли хвостового плавника как движителя, а также в повышении общего уровня специализации всех плавников. Сопротивление корпуса рыбы при этом уменьшалось, КПД движителя также уменьшался, т. е. приведенный шаг рыбы...<sup>1</sup> становился меньше, однако благодаря компенсирующим приспособлениям физиологического характера эффективность действия всей локомоторной системы в целом оставалась высокой; скорость движения возрастала за счет увеличения частоты локомоторных изгибаний тела.

Таким образом, говоря о различиях в величине КПД движителей угревидного и скомброидного типов, необходимо иметь в виду, что речь идет не об эффективности действия локомоторного аппарата рыбы в целом, а только о том, в какой мере эффективность его обеспечивается непосредственно строением движителя. В случае движителя угревидного типа эта эффективность обеспечивается в значительной мере за счет приспособлений механического действия, т. е. за счет определенного строения движителя. В случае же движителя скомброидного типа, когда в связи с необходимостью уменьшения сопротивления движения движитель становится механически менее экономичным, эффективность локомоторного аппарата в целом поддерживается на должном уровне за счет приспособлений физиологического характера.

В специальном разделе главы рассматриваются приспособления, с помощью которых осуществляется прикрепление к субстрату (присоски и др.).

\* \* \*

В главе V рассматриваются приспособления, связанные со стабилизацией и изменением направления движения, сохранением равновесия и замедлением движения (торможение). Будучи в основном связаны со строением и работой плавников, перечисленные приспособления в значительной мере определяют наблюдаемое разнообразие форм рыб, внешняя морфологическая специфика которых в громадной степени зависит от строения и расположения плавников. В связи с этим, с точки зрения выявления функциональных основ

---

<sup>1</sup> (т. е. путь, проходимый за один период локомоторной волны, отнесенный к длине рыбы).



внешнего строения рыбы анализ рассматриваемых приспособлений представляет особый интерес.

Изучение работы плавников у самых разнообразных рыб позволило выяснить функциональное значение ряда особенностей строения и расположения плавников на теле рыбы, а также установить некоторые общие закономерности, определяющие строение и расположение плавников рыб. Автор пришел к выводу, что совокупность плавников у любой рыбы следует рассматривать прежде всего как единую сложную систему, которая морфологически может быть построена различно, но характеризуется определенной, общей для громадного большинства рыб топографией функций плавников.

Как стабилизация и изменение направления движения, так и сохранение равновесия связаны с созданием моментов, вращающих тело рыбы вокруг одной из осей, проходящих через центр тяжести. В случае стабилизации и обеспечения нормального положения тела в пространстве эти вращающие моменты оказывают восстанавливающее действие, в случае изменения направления движения — разворачивающее. Замедление движения, торможение, не требует создания каких-либо вращающих моментов, поскольку положение продольной оси рыбы при торможении не меняется. Тем не менее, при создании дополнительных сил сопротивления путем отведения парных плавников создаются взаимопогашающиеся вращающие моменты, т. е. действие плавников и в этом случае состоит, по существу, в создании вращающих моментов.

Исследование развития плавников рыб в онтогенезе показывает, что у самых разнообразных в экологическом и систематическом отношениях видов рыб наблюдаются правильные закономерности в изменении величины плавников с возрастом: вначале относительные размеры плавника увеличиваются, затем уменьшаются. Относительный рост плавника в первом периоде отвечает усилению его функции. После того как плавник появляется, он начинает относительно увеличиваться в размерах до тех пор, пока величина его при некоторой длине рыбы не придет в соответствие с той средней скоростью, с которой рыба данного вида способна двигаться при данной длине. По мере дальнейшего роста рыбы и увеличения скорости ее движения относительные размеры плавника начинают уменьшаться, поскольку величина парных и непарных плавников, играющих роль стабилизаторов, рулей и балансиров, обратно пропорциональна средней скорости движения рыбы. В филогенезе, в тех случаях, когда различия между формами

сводятся, в основном, к величине особой, проявляется та же закономерность в развитии плавников: относительная величина любого плавника после достижения им определенной абсолютной величины связана обратной зависимостью с длиной рыбы.

В случае отклонения от строго продольного направления движения — будь то случайное отклонение, исправляемое действием стабилизаторов, или преднамеренно совершаемый поворот (безразлично — в горизонтальной или вертикальной плоскостях), — в течение какого-то промежутка времени рыба движется под углом к своей продольной оси, т. е. движение имеет не только продольную, но и поперечную составляющую. В этом случае наблюдается, следовательно, поперечный снос рыбы под действием силы инерции. При этом возникает пара сил, образованная силой инерции и силой сопротивления, т. е. силой реакции воды.

Сила инерции приложена в центре тяжести рыбы и направлена по направлению движения. При движении рыбы под углом к направлению ее продольной оси сила инерции всегда имеет составляющую  $R$ , нормальную к этой оси (в случае выполнения поворота эта составляющая  $R$  представляет собою центробежную силу).

Что касается силы реакции воды, то с достаточным приближением можно принять, что она приложена в центре проекции рыбы на плоскость, нормальную к направлению движения. Эту точку можно назвать центром реакции. В случае вращения рыбы вокруг одной из поперечных осей, проходящих через центр тяжести, когда рыба движется под углом к направлению ее продольной оси, как это имеет место при случайном отклонении продольной оси рыбы от направления движения и при выполнении поворотов, можно допустить, что сила реакции воды приложена в центре вертикальной (при поворотах в горизонтальной плоскости) или горизонтальной (при поворотах в вертикальной плоскости) продольной проекции рыбы. Во всех рассматриваемых случаях, при несовпадении направления продольной оси рыбы с направлением движения, сила реакции воды имеет некоторую составляющую  $F$ , нормальную к продольной оси рыбы.

Антипараллельные силы  $R$  и  $F$  и образуют упомянутую пару, вращающий момент  $M$  которой может оказывать стабилизирующее или разворачивающее действие.

Стабилизирующим момент  $M$  будет в том случае, когда центр реакции расположен сзади центра тяжести. Если же

центр реакции будет расположен спереди от центра тяжести, момент  $M$  делается разворачивающим.

Были получены специальные цифровые показатели, основывающиеся на учете величины вращающего момента  $M$ , с помощью которых оказалось возможным охарактеризовать в каждом отдельном случае степень развития морфологических особенностей, функционально связанных со стабилизацией и изменением направления движения. Такие показатели были получены для 41 вида рыб для случаев максимальной и минимальной динамической устойчивости рыбы, т. е., соответственно, для прямолинейного движения и для конечной фазы крутого поворота.

Оказалось, что горизонтальная пара  $FR$  при прямолинейном движении создает только стабилизирующие вращающие моменты, т. е. положение рыбы в обтекающем потоке в этом случае всегда является устойчивым. При выполнении крутого поворота вращающий момент  $M$  также остается стабилизирующим, что обеспечивает сохранение горизонтальной динамической устойчивости и в этом случае.

Вертикальная пара  $FR$  создает, как правило, только сравнительно очень небольшие моменты, зачастую близкие к нулю — в случае прямолинейного движения стабилизирующие, в случае — поворота в вертикальной плоскости — стабилизирующие или разворачивающие.

Поскольку движению рыбы постоянно сопутствует наличие горизонтальной стабилизирующей пары и поскольку величина силы  $F$ , меньшей из сил пары, прямо пропорциональна квадрату скорости движения, очевидно, что с увеличением скорости движения сила  $F$  быстро растет и изменение направления движения делается, соответственно, все более затруднительным. Поэтому с увеличением средних скоростей движения как в онтогенезе, так и в филогенезе наблюдается прогрессивное развитие тех морфологических особенностей, которые направлены на ослабление действия горизонтальной стабилизирующей пары  $FR$ , т. е. облегчают выполнение поворотов.

Исследование возрастных изменений внешнего строения у различных рыб, а также сравнительное изучение внешнего строения ряда видов с различной экологией, позволяют сделать вывод, что как в онтогенезе, так и в филогенезе в ходе приспособления к быстрому движению ослабление действия горизонтальной стабилизирующей пары  $FR$  достигается в первую очередь за счет уменьшения плеча момента  $M$  путем

сближения центра тяжести и центра реакции. Поскольку центр реакции у подавляющего большинства рыб расположен сзади от центра тяжести, очевидно, что для сближения этих точек необходимо либо перемещение центра тяжести назад, либо перемещение центра реакции вперед. Оба эти процесса имеют место в действительности, причем у различных видов и в различных группах рыб они сочетаются в самых разнообразных комбинациях, но всегда приводят к одному и тому же результату — уменьшению расстояния между центром тяжести и центром реакции.

Поскольку спинной, анальный и брюшные плавники при поворотах в горизонтальной плоскости, расправляясь, играют роль килей, составляющих часть продольной вертикальной проекции рыбы, очевидно, что для перемещения центра реакции для сближения с центром тяжести, т. е. вперед, целесообразно перемещение всех названных плавников вперед. Именно этим и объясняется тот факт, что функцию вертикальных килей несут плавники, расположенные близ середины тела либо, чаще, ближе к его переднему концу. По этой же причине у видов, ведущих более подвижный образ жизни, спинной, анальный и брюшные плавники имеют более переднее положение, чем у родственных менее подвижных форм.

Наблюдения за работой плавников самых различных рыб показывают, что на теле рыбы выделяются четыре постоянные зоны, для которых специфичны определенные функции плавников, причем эти функции являются общими для всех исследованных рыб, но у различных видов могут обеспечиваться разными плавниками. Эти зоны, которые можно назвать функционально-специфическими, так как для каждой из них специфична определенная функция или ряд функций, таковы (в направлении спереди назад):

- I — зона передних рулей и несущих плоскостей,
- II — зона килей,
- III — зона стабилизаторов и
- IV — зона задних рулей и локомоторных органов.

Функции зоны I выполняются парными плавниками (у рыб с торакальным положением брюшных плавников) или только грудными (если брюшные расположены абдоминально). Принимая во внимание, что во время поворота в горизонтальной плоскости, когда передняя часть тела и расположенный на ней расправленный первый спинной плавник оказываются под



углом к направлению движения, следует считать, что передний спинной плавник, расположенный близко к голове, частично выполняет функцию переднего руля, т. е. частично относится к функциональному комплексу зоны I. Все плавники и части плавников, выполняющие функции зоны I, максимально удалены от центра тяжести, т. е. максимально приближены к переднему концу тела.

Функции зоны II выполняются той частью спинного плавника, которая расположена спереди от центра тяжести (или передним спинным плавником, если спинной плавник дифференцирован на отдельные плавники), а также брюшными плавниками и отчасти анальным, если эти плавники или их передние отделы расположены спереди от центра тяжести.

Функции зоны III выполняются теми частями или морфологически обособленными отделами спинного и анального плавников, которые расположены сразу за центром тяжести. Местоположение зоны III на теле рыбы определяется совокупностью двух противоречивых факторов. С одной стороны целесообразно максимально отнести стабилизаторные плавники назад, отдалив их, тем самым, от центра тяжести. С другой стороны, эти плавники должны находиться на той части тела, где амплитуда локомоторной волны еще невелика, что при выполнении плавательных движений гарантирует сравнительно небольшое отклонение пластинок плавников от медиальной плоскости рыбы.

Функции зоны IV несут самые задние отделы спинного и анального плавника (если они приближены к заднему концу тела) и хвостовой плавник. Все эти плавники или части плавников, как и плавники зоны I, максимально удалены от центра тяжести, т. е. в данном случае приближены к заднему концу тела.

В процессе эволюции число морфологически автономных отделов, на которые дифференцируется спинной и анальный плавники рыб, стремится стать равным числу функционально-специфических зон: обособляются самостоятельные плавники, несущие функции второй, третьей и четвертой зон. Подобное положение, когда спинной и анальный плавники максимально дифференцированы и их морфологически обособленные производные соответствуют функционально-специфическим зонам, мы видим, в частности, у представителей таких групп, как *Gadinae* и *Scombridae*.



В главе VI рассматриваются приспособления, связанные с захватом пищи. Анализируются причины, обуславливающие положение и относительные размеры рта; обсуждаются особенности различных типов ротового аппарата.

В заключении рассматриваются некоторые вопросы, представляющие интерес с более общих позиций.

Отмечается, что в подавляющем большинстве случаев внешнее строение рыбы в основных чертах непосредственно определяется развитием двух комплексов приспособлений, а именно — приспособлений, связанных с движением и маскировкой.

Процесс приспособления к быстрому движению в водной среде, составляющий, бесспорно, самую общую основу исторического развития группы рыб в целом, обнаруживает большую общность в аспектах онтогенеза и филогенеза. Изменения гидростатики, формы корпуса и его гибкости, формы и расположения плавников, развитие обтекателей и турбулизаторов — все это практически одинаково как в онтогенезе, так и в филогенезе, если, конечно, в филогенезе рассматриваемой группы происходит приспособление к быстрому движению. В обоих этих случаях — в онтогенезе и филогенезе — указанные изменения имеют один и тот же адаптивный смысл, чем и объясняется их сходство.

Основу возрастных изменений внешнего строения рыбы, как правило, составляют такие изменения, которые связаны с приспособлением к движению со все возрастающими скоростями. Это возрастание скоростей движения в онтогенезе, происходящее в связи с увеличением размеров рыбы, в большинстве случаев является основным фактором, определяющим направление и степень возрастных изменений внешнего строения у рыб.

Характерную особенность онтогенеза составляет также циклический характер развития приспособлений, прослеженный на ряде примеров (относительная величина плавников и роста, форма корпуса, относительная величина глаз и челюстей и др.). Эта цикличность развития отдельных структур в онтогенезе отражает относительный характер приспособлений.

Интересно отметить мультифункциональность многих особенностей внешнего строения, которая лучше всего иллюстри-

руется примерами различных плавников и является одним из проявлений цельности организации индивидуума.

Особо должен быть отмечен факт параллельного, конвергентного развития аналогичных структур внешнего строения в различных, подчас далеко отстоящих друг от друга группах рыб, в качестве примера чего можно указать горизонтальные хвостовые кили *Selachii*, *Carangidae* и *Scombridae*, увеличенные грудные плавники у *Dactylopteridae*, *Oxyporhamphidae* и *Exocoetidae*, турбулизаторные плавнички *Scomberesocidae*, *Carangidae* и *Scombridae*, роострум в сочетании с определенной формой корпуса у *Selachii* и *Acipenseridae* и др.

Общее направление процесса специализации внешнего строения тех или иных групп рыб в наибольшей степени определяется принадлежностью этих групп к сообществам «нектон», «бентос» или «планктон». Если основное содержание процесса исторического развития группы рыб в целом составляет переход из сообщества бентос в сообщество нектон, то в отдельных своих звеньях этот процесс временами состоял в возвращении из сообщества нектон в сообщество бентос; наряду с этим, из числа нектонных видов выделились некоторые планктонные формы; некоторые из вторично-бентосных форм снова перешли к обитанию в толще воды, сделавшись, таким образом, вторично-нектонными. Этому сложному спиральному ходу экологической эволюции рыб соответствует аналогичный спиральный характер развития их внешней организации.

---

Основные положения диссертации изложены в следующих работах автора:

1. Алеев Ю. Г., 1955. О функциональном и филогенетическом значении некоторых морфологических особенностей рыб подсемейства *Caranginae* (*Carangidae*, *Perciformes*). Докл. АН СССР, т. 100, № 2.
2. Алеев Ю. Г., 1956. О функциональном значении бокового (горизонтального) положения тела у камбалообразных (*Pleuronectiformes*). Докл. АН СССР, т. 110, № 4.
3. Алеев Ю. Г., 1957 а. Характеристика и топография функций плавников рыб. Вopr. ихтиол., вып. 8.
4. Алеев Ю. Г., 1957 б. Ставриды (*Trachurus*) моря СССР. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. IX.
5. Алеев Ю. Г., 1957 в. Об эволюции пелагических *Caranginae* (*Carangidae*, *Perciformes*). Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. IX.
6. Алеев Ю. Г., 1958 а. О движении *Zeus faber* L. Зоол. журн., т. XXXVII, № 3.
7. Алеев Ю. Г., 1958 б. Об изменении относительной величины плавников у рыб в онтогенезе и филогенезе. Докл. АН СССР, т. 120, № 1.
8. Алеев Ю. Г., 1958 в. Приспособление к движению и поворотливость рыб. Докл. АН СССР, т. 120, № 3.
9. Алеев Ю. Г., 1959 а. Поворотливость рыб. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. XII.
10. Алеев Ю. Г., 1959 б. Строение и функции хвостового плавника рыб. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. XII.
11. Алеев Ю. Г., 1959 в. О строении и функциях спинных плавников *Squalidae* (*Squaloidei*, *Squaliformes*). Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. XI.
12. Алеев Ю. Г., 1959. О функциональном значении алае и гомологичных им образований у рыб. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. XI.
13. Алеев Ю. Г., 1960. О функциональном значении брюшного кия у рыб. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, т. XIII.
14. Алеев Ю. Г., 1962. О местоположении наибольшей высоты тела у рыб. Зоол. журн., т. LI, вып. 9.



**Бесплатно**